蔬菜雜種優勢的利用

黃懿秦

國立台灣大學

異交作物的特性

一個異交作物品種是一個異質性的族群，其中的個體是異型結合的基因型。如果它是一個單交雜種，則是一個同質性的族群。族群個體間及同一物種不同族群間的質或量的性狀變異都相當的大。一般而言，族群間的變異較族群內的變異更大。

由於異交作物每一世代基因均會發生重組，而無法像自交作物一樣可以固定某一優良基因型，也就是使基因的頻度可以達到1，因此異交作物的育種家有興趣的是產生下一世代的配子基因型，而非只著重當世代異型結合的單株外表型。

Dobzhansky在1950年代提出基因庫(gene pool)的概念，他認為在植物孢子體世代結束時，族群中所有個體產生的配子就形成了一個基因庫，在這個基因庫中，所有的配子參與逢機交配，因此產生下一世代的基因型。因為產生不同的配子，因而每一世代就有無限多個機會產生不同的基因型。優良基因型可以在基因庫中產生較多的基因，這些優良基因頻度在下一世代中相對的就提高了，當然他們所形成的基因型也是優良的。當基因和基因型的頻度達恆定時，此族群的基因庫也就達平衡，而當基因和基因型的頻度有所改變，則基因庫亦有所改變，最後可達另一新的平衡點。異交作物的育種家主要就是在操控基因的頻度，以期獲得優良的基因型個體。

又一個族群中基因的效應（作用）主要有三種：累加性效應，顯性效應及交感效應。這些效應影響了基因在族群中的存在。而基因連鎖可能會造成族群中優良基因頻度的降低，甚或使其喪失。

近親交配

可引致同型結合率增加的交配稱之為近親交配。也就是說近親交配的結果會導致異型結合率的下降，此可以以近親交配係數(F)表示之。例如自交為近親交配最極端的情形，在每自交一次後，同型結合率增加50%，其F值以下式表示之：

F=1/2(1+F’)　F’為上一世代的近親交配係數

如F2之F=0，F3之F=1/2(1+0)=1/2

近親交配之結果：

以玉米為例說明之。

一、近親交配的早世代中有大量不良的質的性狀出現。
二、由於同型結合率的增加，因而外表整齊一致的品系增加。
三、伴隨近親交配，植株的生長活力及生產力下降。
但有一些異交作物沒有近親交配弱勢，如葫蘆（cucurbits）。

雜種優勢

雜種優勢亦是雜種活力(hybrid vigor)，它是異結合性的表現，如植株外型，生長活力，結果率，抗虫，抗病性的加強等。雜種可以是自交系，品種或營養系間的交配。雜種優勢已普遍的被利用在農業的生產上，而創造了龐大的利潤。

近親交配與雜種優勢的遺傳基礎

一、超顯性學說(overdominance hypothesis)

Shull 和East分別在1908年提出，而後Shull再加以補充說明，他說：雜交的異結合是兩個不同的因子結合，它刺激了生物個體的生理活性，此種反應因連續的近親交配產生同型結合個體後而喪失。Shull 同時提出heterosis(雜種優勢)這個名詞。如果雜種優勢是生物體生理反應的一種表現，它比兩個同型結合體為優。這意指單一基因座內的交感作用。East將這個概念擴充至一個基因座內許多等位基因(alleles)，等位基因間的差異愈大，其異結合的優勢也就愈大，例如a1a2<a1a3<a1a4，這樣亦說明了超顯性表現程度的不同的現象，不論如何，異結合個體比同結合個體為優。下面舉二個例子說明之。

Stadler 在玉米基因座R上的例子說明了異結合個體植株種子及花藥的顏色的分佈比同結合個體要廣。

R-g R-g	colored aleurone, colorless anthers
R-g r-g	colored aleurone, colored anthers
r-g r-g	colorless aleurone, colored anthers

Stadler 也指出如果R基因座像對種子及花藥一樣影響細胞代謝中的一些重要物質的合成的話，那麼它的異結合體可能比同結合體的生長活力來的強。

Quinby 和Karper於1946年以控制高粱成熟期基因為例說明異結合個體比同結合個體有較高的種子及莖稈產量，且開花期亦最晚（表1）。連鎖可能引起的偽超顯性（pseudo-overdominance）也需加以留意，例如CAb/caB組合中A/a表現雜種優勢，可能是因為顯性基因掩蓋了不良隱性基因的表現（如顯性學說），也可能是C與B基因座間的交感而引起（此為epistasis效應）。在repulsion phase的連鎖情形下，利用數量遺傳的觀念估算顯性程度（degree of dorminance ）時，亦證明其數量大幅增加，同時顯性變方的量亦同時增加。

表1. 高粱ma基因對穗重及開花期的影響

Genotype	Head wt.	Days to anthesis
Ma Ma	130	70
Ma ma	149	83
ma ma	94	51

（引自Briggs & Knowles 1967. Table 17.1）

二、顯性學說（dominance hypothesis）

Nilsson-Ehle在多因子小麥種子顏色的遺傳控制上的研究結果顯示三個基因座R1,R2,R3的組合有下列的基因型和外表型：

1 R1R1R2R2	1 very dark red
2 R1R1R2 r2, 2 R1r1R2R2	4 dark red
4 R1 r1R2 r2, 1 R1R1 r2r2, 1 r1r1R2R2	6 medium red
2 R1 r1r2r2, 2 r1r1R2r2	4 light red
1 r1r1 r2r2	1 white

當顯性基因數增加時，紅色就加深，如果這個推論正確的話，三個基因座均為顯性等位基因時，種子的顏色最深，而實際上也獲得此種種子。同樣的模式可用另一個例子說明：A, B, C三個顯性等位基因對雜種優勢有相等的貢獻量，a, b, c則無，A, B, C對a, b, c為完全顯性，AaBbCc有最大的雜種優勢，經過自交，最後會有8種同型結合基因型，且平均分佈在最終的族群中，此8種基因型，若每一基因座上的顯性基因不論同型或異型結合狀態，他們對雜種優勢都有1個貢獻量，因而在AaBbCc自交及異交情況下，分別產生的雜種優勢量為1.5及2.25。透過雜交，降低了沒有及只有一個顯性基因的個體比例，同時增加了三個基因座上都有顯性基因個體的比例（表2），此結果符合顯性學說。但對此學說有2個質疑，如果顯性學說正確的話（1）F_2應是偏歪分佈，但實際上沒有觀察到，（2）應有與其天然授粉族群相同產量的同型結合個體的產生，但亦無此類個體被發現，然因優良及惡劣基因連鎖或基因數多過 20 個以上時，偏歪分佈不易獲得，與天然授粉族群相同產量的自交系亦不容易被發現，除非有無限大的族群。

另一個試驗也支持顯性學說，那就是聚合改良法(convergent improvement)，此方法利用自交系A（AABBCCddeeff）與自交系B（aabbccDDEEFF）交配產生之F_1再分別回交A及B，最後獲得A(b)自交系（AABBCCDDeeff）及自交系B(a)（aabbCCDDEEFF），A(b)與B(a)交配所產生之F_1（AaBbCCDDEeFf）的表現與原先的F_1相同或更好，此F_1只有四對異型結合的基因，而原先的F_1是一個完全的異型結合個體（六對基因均為異型結合），因此這個結果支持了顯性學說。另外1973年Russell等人及1977年Walejko和Russell在玉米輪迴選種的試驗亦證明了顯性學說是雜種優勢的遺傳基礎（表3）。

表2. 基因型AaBbCc自交與異交到達平衡時雜種優勢的表現

Number of Loci Homozygous or Heterozygous for the Dominant Allele[a]	Proportion of Individuals in the Population		Heterosis Produced	
	Selfing	*Outcrossing*	*Selfing*	*Outcrossing*
3	0.125	0.4219	0.375	1.2657
2	0.375	0.4219	0.750	0.8438
1	0.375	0.1406	0.375	0.1406
0	0.125	0.0156	0.000	0.0000
Total	1.000	1.0000	1.500	2.2501

a : This is the degree of heterosis.（引自Briggs & Knowles 1967. Table 17.2）

表3. 玉米族群經輪迴選拔後族群及族群間交配之產量（q/ha）

族群		產量	族群		產量
Alph	C_0	38.5	Kolk	C_0	48.5
	C_1	42.2		C_1	40.1
	C_2	50.6		C_2	43.9
	C_3	51.3		C_3	45.3
	C_4	50.4		C_4	49.7
	C_5	50.4		C_5	47.5
(WF9xB7)	C_0	41.0	Lane	C_0	47.0
	C_1	37.3		C_1	46.7
	C_2	41.3		C_2	46.6
	C_3	40.4		C_3	45.9
	C_4	46.0		C_4	42.4
	C_5	47.9		C_5	43.1
AlphCn×(WF9xB7)Cn			KolkCn×LaneCn		
	C_0	55.4		C_0	59.9
	C_1	61.1		C_1	64.6
	C_2	61.5		C_2	64.0
	C_3	69.0		C_3	69.1
	C_4	75.4		C_4	68.6
	C_5	73.9		C_5	71.9

（Russell *et al* 1973）　（Walejko & Russell 1977）

三、上位性（epistasis）

不同基因間的交感所引起。例如三葉草的AcAclili（無氰酸）與acacLiLi（無氰酸）的交配所產生的F_1（AcacLili）（有氰酸），此一例說明雜種第一代的表現可能是因為基因間的交感所引起（圖1）。

White clover
Ac governs the production of a glucoside
Li governs a enzyme that converts the glucoside
To hydrocyanic acid

AcAc lili × acac LiLi no HCN
Acac Lili HCN produced

圖1. 白三葉草Ac及Li基因控制HCN的生產

雜種優勢的生理機制

Rood等人在1985年利用玉米兩個自交系CM7和CM49及它們的F1分在25/20℃(對照)，25/15℃(air)與17℃(soil)及20/10℃(air)與12℃(soil)三個處理下，發現植株高度，乾重和內生GA的含量均有強烈的雜種優勢的表現，GA含量在玉米雜種優勢上扮演了重要的角色，且植株的生長速度和GA含量隨溫度的下降其雜種優勢亦隨之下降，此結果顯示環境的變動會影響雜種優勢的表現（表4）。

表4. 玉米CM7×CM49株高、乾重及GA之雜種優勢（potence ratio）

溫度（℃）	株高	乾重	GA
25/20	3.6	19.1	--
25/15	0.8	4.1	3.7
20/10	0.4	2.3	-1.2

（資料取自Rood *et al* 1985）

雜種育種與親本選擇

過去近90年來，雖然人們對雜種優勢的遺傳基礎無法得到一個定論，然而育種家利用雜種優勢生產玉米雜種品種以提高產量已是非常普遍的事情了。因此在此以玉米作為例子來介紹雜種品種的育種，前面已提過Shull在1908年提出的雜種優勢和近親交配弱勢的觀念，Shull同時提出了利用雜種做為玉米商業生產的品種型態，而生產雜種需利用自交系為親本方可，這是因為（1）自交系可每年繁殖，（2）雜種因而每年可繼續不斷生產，Shull亦指出因自交系生長勢弱而影響了F1種子的經濟生產，這也是早期單交雜種玉米遭遇的難題，直至1918年Jones提出雙交雜種[(AxB)x(CxD)](A,B,C,D為不同的自交系)生產才解決這個經濟生產的問題。但至1930年代後期雙交雜種的產量才顯著的增加，至1980年代後北美洲有70%的玉米為單交雜種，這是因為自交系經過改良後有相當良好的種子產量。

一、自交系的選拔

通常可從二親雜交分離的族群，回交，改良過之天然授粉品種，合成品種中選拔而得。在自交作物中所用的育種方法大致上均可應用在自交系的育成上，質的性狀可以由自交系親本傳遞至其F_1後裔上，但量性狀，自交系表現的好壞與其F_1的表現無關，因此，組合力的檢定就成為必須的程序，而再根據結果選擇有潛力產優良F_1雜種的自交系親本。

一個自交系與其他自交系之雜交後裔的表現可以以組合力表示之。例如6個自交系，某一自交系與其他5個自交系交配後之平均表現，此即為該自交系的一般組合力，而特殊組合力指的是某一自交系與另一自交系交配之雜種後裔之表現。育成之單交，雙交，三交等雜種數目分別可以以下公式表示之：

$$SC=n(n-1)/2,\ DC=n(n-1)(n-2)(n-3)/8,\ 3\text{-}C=n(n-1)(n-2)/2$$

50個自交系，不含反交及自交，就有1225個單交，58800個三交，690990個雙交。為避免這麼龐大的數目的交配，頂交的設計就需要被利用，將一個天然授粉的品種與受測之自交系交配後，評估其後裔的表現，也就是評估自交系的一般組合力（GCA），高GCA的自交系再進一步評估其特殊組合力(SCA)，不過目前已知以自交系為檢定親之下可以同時曉得受測基因型的GCA和SCA，這個結果可以（1）減少檢定親（寬遺傳基礎）需大量樣本與受測自交系的交配所造成的勞力消耗，（2）可快速育成一個雜種品種，特別是檢定親已是一個商業生產用的親本。

二、玉米雙交雜種產量的評估

利用Jenkins的方法B：估測值

DC[(AxB)x(CxD)]=[(AxC)+(AxD)+(BxC)+(BxD)]/4。

雜種的生產

一、雜種種類

1.單交種，自交系A，B間的交配。

2.雙交種，例如自交系[(AxB)x(CxD)]的交配。

3.三交種，例如自交系[(AxB)xC]的交配。

雜種生產策略

一、人工去雄授粉

二、昆蟲媒介授粉

1.自交不和合性 — 十字花科蔬菜如甘藍，花椰菜等（圖2）。

2.雄不稔性 — 如洋蔥，白菜，蘿蔔等（圖3、4）。

3.全雌性或高雌性 — 如全雌性胡瓜（圖5、6）。

4.生長素的利用 — 如乙烯處理胡瓜，南瓜使暫時成全雌性，以便產生雜交種子。

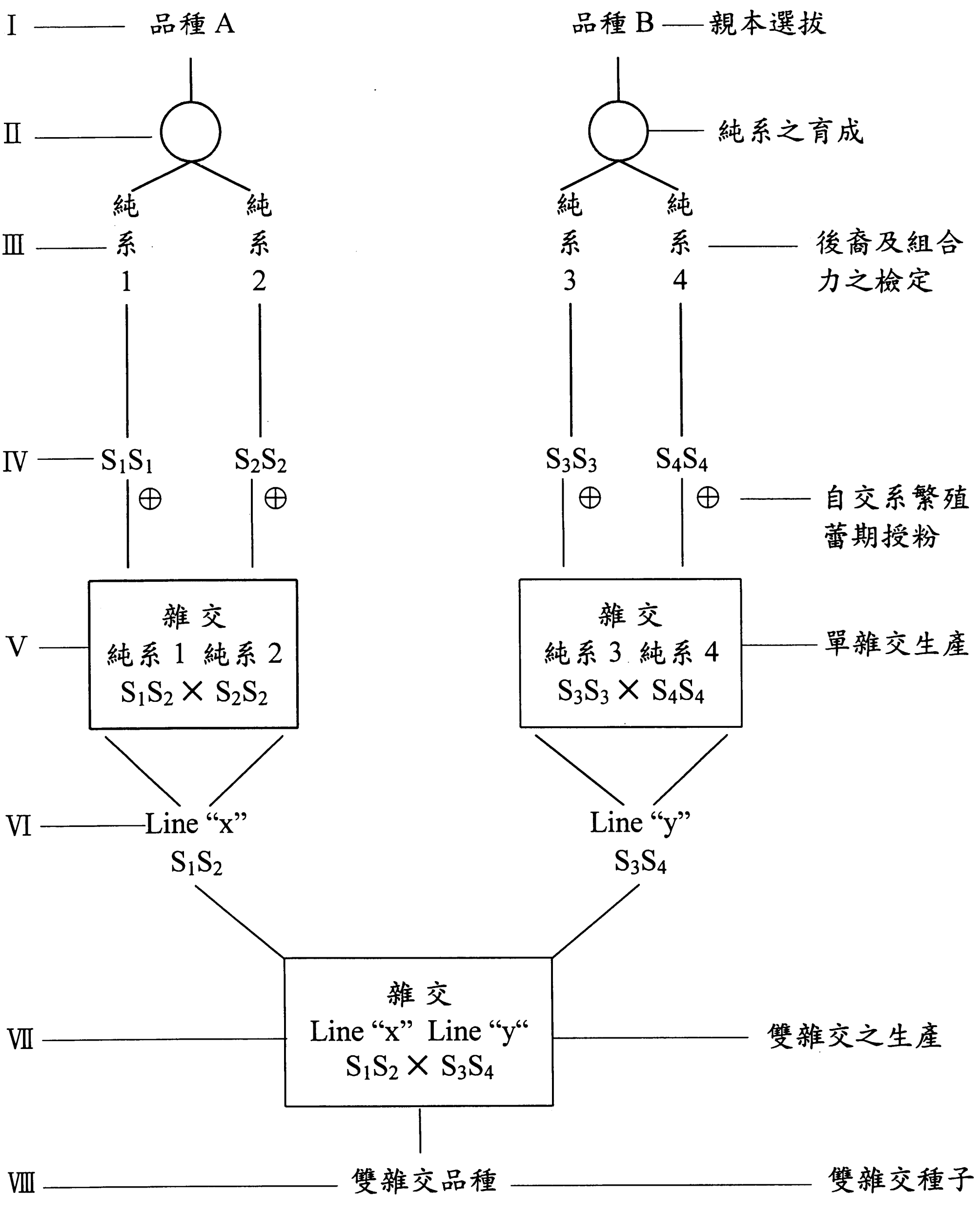

圖 2. 十字花科蔬菜雙雜交種育種程序及生產方式（引自蕭 1997.)

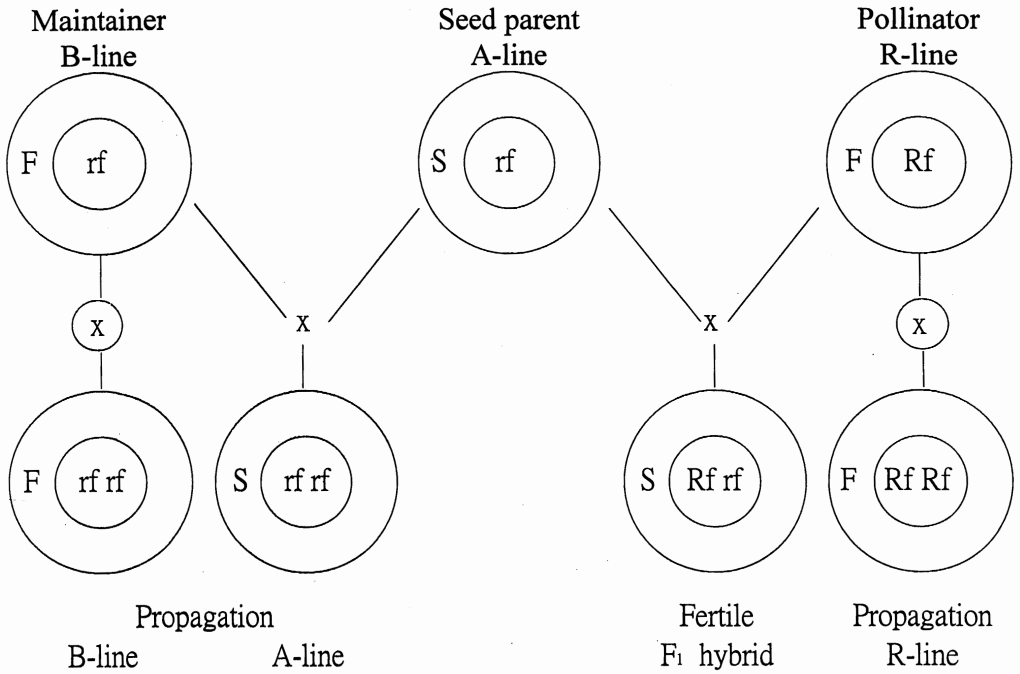

圖3. 利用遺傳及細胞質雄不稔性生產雜種種子之模式（Borojevic 1900. Fig16.1）

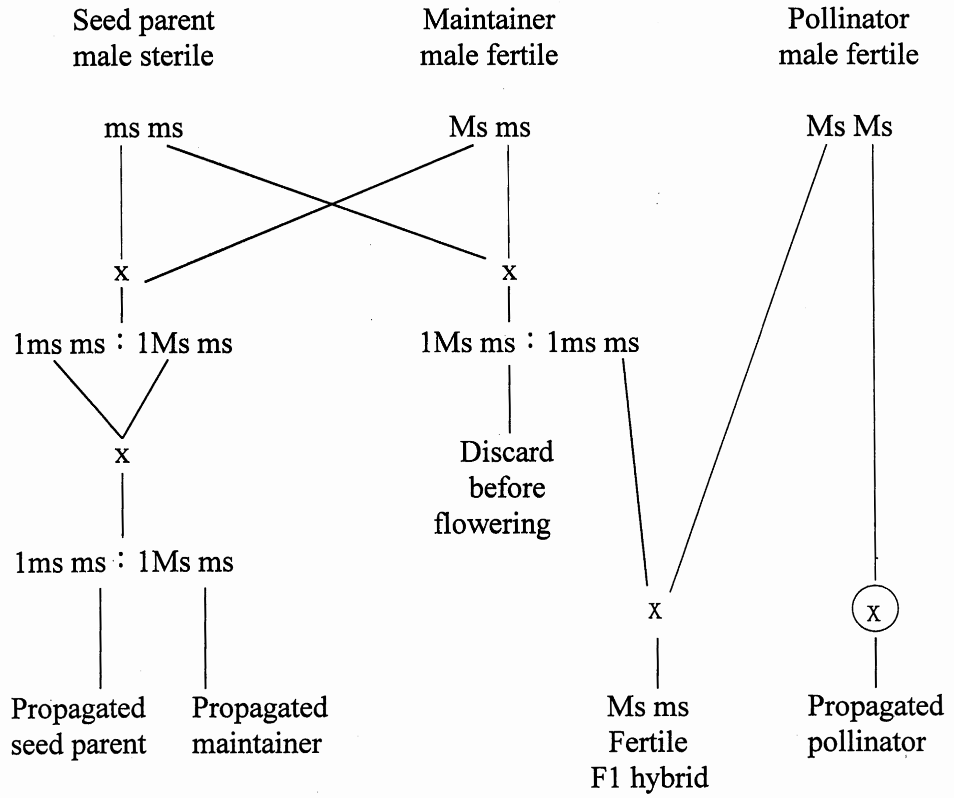

圖4. 利用遺傳的雄不稔性生產雜種種子之模式（Borojevic 1990. Fig16.2）

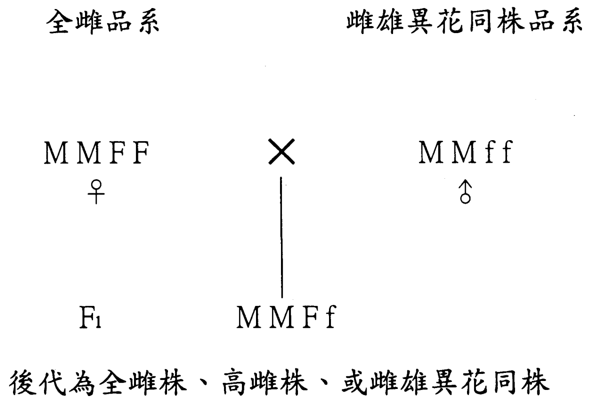

圖 5. 利用全雌性胡瓜品系生產F_1之方式（引自蕭 1977.）

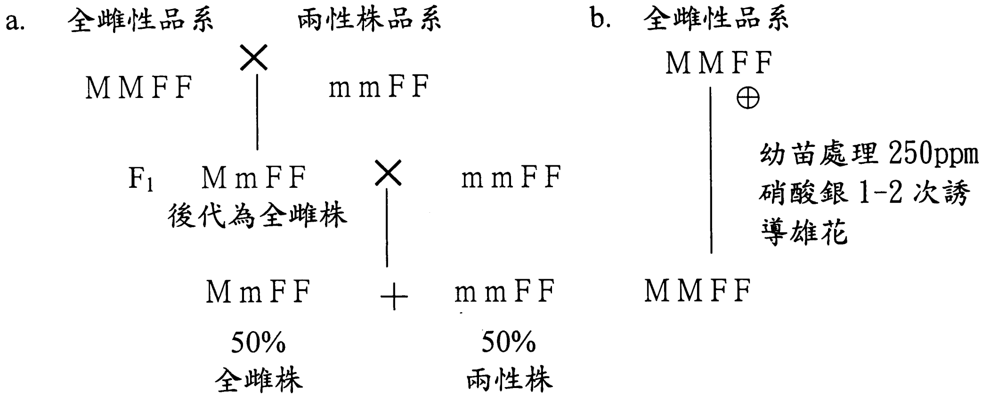

圖 6. 全雌性品系之維持方式（引自蕭 1997.）

參考文獻

1.蕭吉雄　1997　蔬菜一代雜種之生產策略。

2.Borojevic,S. 1990. Principles and methods of plant breeding. Elsevier. New York.

3.Briggs, F.N. & P.F. Knowles. 1967. Introduction to plant breeding. Reinhold Publishing Co. U.S.A.

4.Rood, S.B., D.J. Major, M.D.Jones, & R.P. Pharis. 1985. Low temperature eliminates heterosis for growth and gibberellin content in maize. Crop Sci. 25:1063-1068.

5.Russell, W.A., S.A. Eberhart, & U.A. Vega O. 1973. Recurrent selection for specific combining ability for yield in two maize populations. Crop Sci. 13:257-261.

6.Tsaftaris, A.S., & M. Kafka. 1998. Mechanisms of heterosis in crop plants. J of Crop Production. 1:95-111.

7.Walejko, .N., & W.A. Russell. 1977. Evaluation of recurrent selection for specific combining ability in two open-pollinated maize cultivars. Crop Sci. 17:647-651.